

Die Sandlaufkäfer (Coleoptera: Cicindelidae) des Comoé-Nationalparks, Elfenbeinküste: Faunistik, Zoogeographie und Ökologie

Jakob Fahr

Abstract. The tiger beetles (Coleoptera: Cicindelidae) of the Comoé National Park, Ivory Coast: faunistics, zoogeography and ecology. 23 tiger beetle species are reported from the study area covering about 10 km². *Cylindera lutaria*, *Habrodera nilotica*, *Lophyridia fimbriata* and *Myriochile flavidens* are recorded for the first time from the Ivory Coast. *Euryarthron planatoflavum* is recorded for the first time from Upper Volta. One new species (*Dromicoida elegantia*) was discovered (Werner 1995). The study site supports a species-rich tiger beetle fauna, which is caused by a highly diverse habitat mosaic. Only very few species are restricted to the Ivory Coast and adjacent countries, many reach as far as Central or East Africa. Possible explanations for this pattern are discussed. Tiger beetles are members of a carnivorous arthropod guild which hunt at very high temperatures. Because of the extreme environmental conditions there are very few competitors. Moreover, tiger beetles seem to compete mostly with sympatric congeners because of very similar life histories. The specific habitat preferences of each species are analysed and the Hutchinsonian ratios of sympatric tiger beetles with respect to mandible length compared. It is shown that species which occur in the same habitat and exhibit a similar behaviour generally follow the predicted character divergence. In contrast, sympatric species with different micro-habitat preferences show only minor divergence. These results are discussed as a response to reduce competition.

Key words. Coleoptera, Cicindelidae, tiger beetles, West Africa, Ivory Coast, zoogeography, distribution, ecology.

Einleitung

Sandlaufkäfer sind innerhalb der Caraboidea eine der taxonomisch am besten untersuchten Gruppen. Weltweit sind über 2000 Arten beschrieben. Da die Imagines von Cicindeliden im natürlichen Lebensraum relativ gut zu erfassen und zu beobachten sind, eignen sie sich besonders gut für eine Vielzahl von Fragestellungen. In den letzten Jahren sind insbesondere Aspekte der interspezifischen Konkurrenz und Mikrohabitatwahl in den Vordergrund gerückt (Pearson & Mury 1979, Pearson 1980, Pearson & Knisley 1985, Ganeshiah & Belavadi 1986, Schultz & Hadley 1987, Pearson & Juliano 1991). Dadurch können Aussagen über Standortkonstanz und Nischengröße getroffen werden. In Gebieten, die eine artenreiche Cicindelidenfauna beherbergen, sind zudem charakteristische Vergesellschaftungsmuster festzustellen. Es stellt sich vor allem für tropische Breiten die Frage, ob diese Artenkombinationen durch exogene Faktoren determiniert werden. Dazu ist eine genaue Analyse der spezifischen Habitatsansprüche sowie der Phänologie, Larvalbiologie und Verbreitungsmuster notwendig. Sollten diese Vergesellschaftungen einen stabilen Zustand für einen gegebenen Zeitraum darstellen, dann müßten auf Grund des Konkurrenzaus-

schlußprinzipes die syntopen Arten eine Nischendifferenzierung aufweisen, die sich als morphologische Differenzierung manifestieren kann.

Die meisten Sandlaufkäferarten sind tagaktive, räuberische Caraboiden, die optisch orientiert ihre Beute jagen und spärlich bewachsenen Untergrund mit Rohbodencharakter bevorzugen (Ausnahmen bilden die in der Regel nachtaktiven Manticorini und die arborealen Vertreter der Collyrinae). Weiterhin zeichnet sich die Familie durch eine hohe morphologische Ähnlichkeit aus. Cicindeliden sind bei sehr hohen Temperaturen aktiv und nur wenige carnivore Arthropoden kommen unter diesen Bedingungen als mögliche Konkurrenten in Frage (z. B. Spinnen und Ameisen). Im Freiland und in Laborexperimenten wurde nachgewiesen, daß Nahrung als limitierender Faktor sowohl für Imagines als auch für Larven eine entscheidende Rolle spielt (Pearson & Knisley 1985, Knisley, 1987). Eine mögliche Form der Konkurrenzverminderung bei koexistierenden Arten kann durch eine Merkmalsverschiebung (character divergence bzw. -displacement) erreicht werden, indem ein Merkmal, das zur effektiven Nutzung einer limitierten Ressource entscheidend beiträgt, bei den syntop vorkommenden Arten unterschiedlich ausgeprägt ist (Hutchinson 1959, Schoener 1965). Hutchinson (1959) ermittelte einen empirischen Wert von 1.28 für die mittlere minimale Differenz von Mundwerkzeugen innerhalb syntoper Arten einer Gilde.

Bei Sandlaufkäfern ist die Mandibellänge mit der Körpergröße des bevorzugten Beutespektrums positiv korreliert (Pearson & Mury 1979, Pearson & Stemberger 1980). Für bestimmte Habitats wurde gezeigt, daß syntop vorkommende Cicindelidenarten in Bezug auf Mandibellänge der Hutchinson-ratio folgen (Pearson & Mury 1979, Pearson 1980, Pearson & Juliano 1991). Es muß allerdings beachtet werden, daß eine Nischendifferenzierung durch eine Vielzahl von verschiedenen Variablen ermöglicht werden kann. Es können sich die einzelnen Arten z. B. in ihrer Larvalbiologie, bevorzugtem Substrat, Bodenfeuchte, Temperatur, Verhalten gegenüber Prädatoren usw. so unterscheiden, daß Koexistenz ermöglicht wird (Dreisig 1980, 1981, Guppy et al. 1983, Ganeshaiah & Belavadi 1986, Knisley 1987, Mury Meyer 1987, Schultz & Hadley 1987). Ganeshaiah & Belavadi (1986) untersuchten die Mikrohabitatwahl von vier sympatrischen Sandlaufkäferarten an einem Flußufer in Indien und wiesen nach, daß sich ihre Mikrohabitate nicht überlappten und daher auch keine direkte Nahrungskonkurrenz vorhanden war, daß aber Parameter wie vorherrschende Beutegröße, Bodenfeuchte und Deckungsgrad der Vegetation zuverlässig die Verteilung der einzelnen Arten vorhersagten. Daher ist es notwendig, alle Möglichkeiten der Nischendifferenzierung in Betracht zu ziehen und gegeneinander abzuwägen.

In der vorliegenden Arbeit war es auf Grund des beschränkten Untersuchungszeitraumes nicht möglich, viele der biotischen und abiotischen Parameter ausreichend zu erfassen. Daher stützt sich die im nachhinein durchgeführte Analyse der Mandibellängen auf Annahmen, die durch die Feldbeobachtungen der einzelnen Arten gewonnen wurden.

Untersuchungsgebiet

Die Untersuchung wurde vom 19. 3.—26. 4. 1993 im Comoé-Nationalpark, Elfenbeinküste, Westafrika, durchgeführt (Abb. 1). Der Nationalpark liegt im Nordosten der Elfenbeinküste

und erstreckt sich über eine Fläche von 11 500 km² (9°6'N—8°5'N; 3°1'W—4°4'W). Die ausgeprägte Trockenzeit reicht von November bis März, allerdings variieren Niederschlagsverteilung und -menge oftmals erheblich. Das eigentliche Untersuchungsgebiet lag in einem Umkreis von ca. 5 km um das „Camp an der Lola“, das vom Zoologischen Lehrstuhl III für Tierökologie und Tropenbiologie der Universität Würzburg unterhalten wird. Das Camp liegt im Südosten (Abb. 2) des Nationalparks und damit im nördlichsten Bereich der Guinea-Zone.

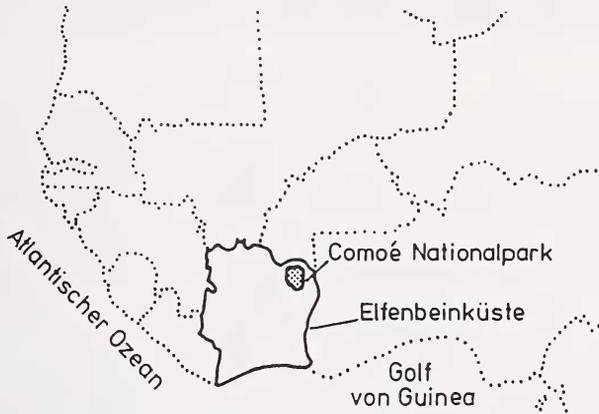


Abb. 1: Geographische Lage der Elfenbeinküste in Westafrika (nach Porembski 1991).

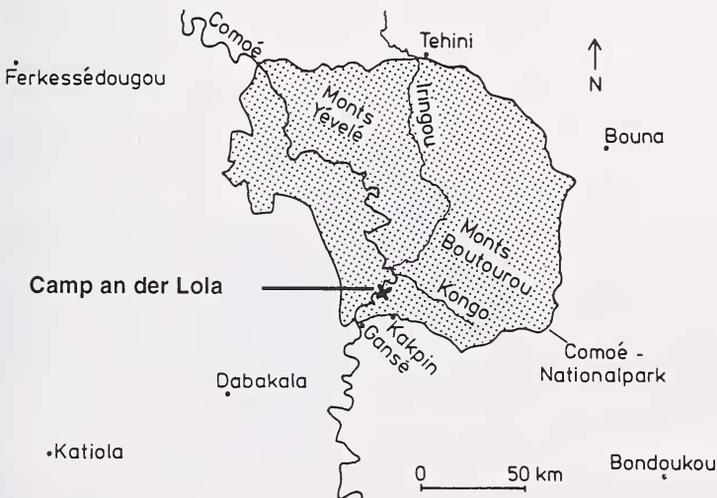


Abb. 2: Comoé-Nationalpark mit seinen wichtigsten Fließgewässern sowie Lage des „Camp an der Lola“ (nach Porembski 1991).

Durch diese Lage im Übergangsbereich zwischen Guinea- und Sudan-Zone ergibt sich ein mosaikartiges Landschaftsbild, das durch die jeweils kleinräumig vorherrschenden Klima-, Boden- und Wasserverhältnisse bestimmt wird. Dominante Vegetationseinheiten sind die Savannenformationen, Galeriewälder und Inselwälder, als kleinräumig strukturierende Einheiten sind Termitenhügel, Felsplateaus, Savanntümpel und vegetationsarme Alluvialflächen (plaine) zu nennen. Für eine ausführliche Darstellung der Vegetation sei auf Porembski (1991) verwiesen.

Die Regenzeit hatte 1993 sehr früh begonnen (erste Niederschläge Ende Februar, Abb. 3), so daß ideale Bedingungen für eine Arbeit an Cicindeliden herrschten, da die Imagines mit Einsetzen der Regenfälle zahlreich erscheinen, um dann im Verlauf der Regenzeit mit zunehmender Vegetationshöhe wieder abzunehmen bzw. zu verschwinden.

Material und Methoden

Im oben beschriebenen Untersuchungsgebiet wurden täglich verschiedene Habitate abgegangen, in denen Sandlaufkäfer auftraten. Von jeder zum ersten Mal angetroffenen Art wurden ein bis fünf Exemplare mit einem Handkescher gefangen und mit Ethylacetat abgetötet. Alle wichtigen Parameter des Habitates (Bodenbeschaffenheit und -feuchtigkeit, Laubschicht, Bodenbewuchs, Vegetationsform, Besonnung, Wassernähe etc.) notierte ich auf Fundortzetteln, die den Käfern beigefügt wurden. Zusätzlich hielt ich fest, welche bereits bekannten Arten mit der jeweiligen Art vergesellschaftet waren oder ob neue Artenkombinationen zu beobachten waren. Außerdem erhielt ich gesammelte Exemplare und Daten zu einigen Arten aus der Zeit vom 20. 5.—11. 6. 1993 von Mark Oliver Rödel.

In einem Fall wurden sämtliche Sandlaufkäfer abgefangen, die sich auf einer feuchten Schlickfläche aufhielten, und danach konserviert. Am nächsten Tag wiederholte ich den quantitativen Abfang, um die Wiederbesiedlungsfähigkeit der vorher angetroffenen Arten zu untersuchen. Bei drei Arten (*E. walterhorni*, *E. planatoflavum* und *R. cinctus*) wurden im Bereich des Galeriewaldes einzelne Exemplare mit farbigen Lackfarben individuell markiert, um deren Aktivität im Tagesverlauf und über die Wochen beobachten zu können.

Nach Rückkehr wurden sämtliche Käfer (267 Individuen) einheitlich präpariert und anschließend unter einem Stereomikroskop mit Meßokular vermessen (Mandibellänge: Jeweils die linke Mandibel, von der außenliegenden Gelenkstelle bis zur Mandibelspitze; Körperlänge: Vom Kopf (sine labro) bis zum Apex der geschlossenen Elytren). Wenn vorhanden, wurden pro Art 10 ♂ und 10 ♀ vermessen. Einige Arten lagen allerdings in geringerer Anzahl oder sogar nur als Einzelexemplare vor. Da bei den in ausreichender Anzahl vorhandenen Arten die Variabilität vor allem der Mandibellänge äußerst gering war (einzige Ausnahme: *C. chrysopyga* mit ausgeprägtem Sexualdimorphismus), wurden die in geringerer Anzahl vorhandenen Arten in die Analyse miteinbezogen. Es wurde bei jeder Art der Mittelwert und die Standartabweichung für die Geschlechter separat berechnet. Falls sich die Mandibellängen von ♂ und ♀ nicht signifikant unterschieden, wurden die Werte gepoolt.

Die Bestimmung erfolgte mit Primärliteratur und umfangreichen Vergleichssammlungen (Zoologische Staatssammlung München und Sammlung Museum Frey sowie den Privatsammlungen von K. Werner, Peiting, und W. Lorenz, Tutzing). Teile des bearbeiteten Materials befinden sich in der Zoologischen Staatssammlung München (ZSM), im Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn (ZFMK) und in der Sammlung des Autors. Die taxonomische Einordnung der einzelnen Arten und Großtaxa folgt dem „Verzeichnis der Sandlaufkäfer der Welt“ von Wiesner (1992).

Faunistik und Zoogeographie

In einem Gebiet von ca. 10 km² Größe wurden 23 Cicindelidenarten nachgewiesen. Davon waren vier Arten bisher für die Elfenbeinküste unbekannt (*L. fimbriata*, *H. nilotica*, *C. lutaria* und *M. flavidens*). Eine Art (*Dromicoidea elegantia*) war unbe-

schrieben (Werner 1995). Nicht im Comoé-Nationalpark nachgewiesen wurden *E. deyrollei*, *R. feisthameli*, *H. caternaulti*, *C. flavomaculata* ssp. *tripunctata*, *L. sara-liensis* und *C. decellei*, die von anderen Gebieten der Elfenbeinküste bekannt sind (siehe unten). Damit sind insgesamt 29 Sandlaufkäferarten für die Elfenbeinküste nachgewiesen. Das ca. 10 km² große Gebiet innerhalb des Comoé-Nationalparks beherbergt demzufolge 79 % aller Arten, die bisher für die Elfenbeinküste nachgewiesen wurden, und zeugt von der hohen Habitatsdiversität des Nationalparks durch dessen Mosaikstruktur (siehe „Untersuchungsgebiet“). Es wäre zu untersuchen, inwieweit einzelne Arten auf dieses Mosaik angewiesen sind, indem sie im Tages- oder Jahresverlauf bzw. als Larven und Imagines diese unterschiedlichen Bio-

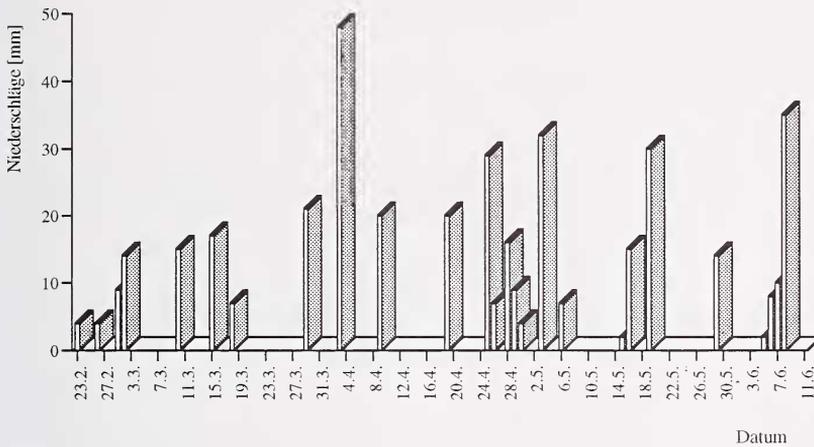


Abb. 3: Niederschlagsverteilung vom 23. 2. – 11. 6. 1993 im Bereich des „Camp an der Lola“ zu Beginn der Regenzeit.

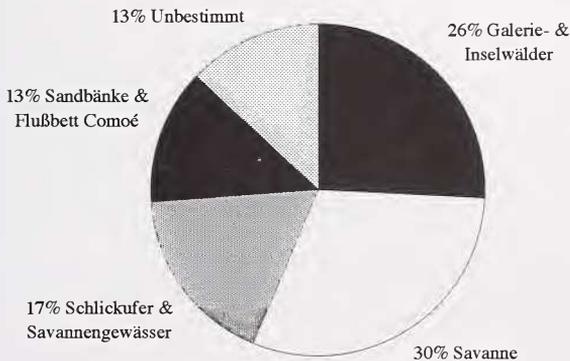


Abb. 4: Verteilung der 23 nachgewiesenen Arten in den Großbiotopen (unbestimmt: bevorzugtes Biotop konnte nicht ermittelt werden, z. B. Lichtfänge).

tope nutzen. Einige beobachtete Arten scheinen auch Hinweise auf diese Annahme zu liefern (siehe Beschreibung *E. waltherhorni*, *E. planatoflavum* und *L. neglecta*).

Der Anteil von Savannen- und Galeriewaldarten im Untersuchungsgebiet ist annähernd gleich groß und entspricht der Vegetationszusammensetzung im südlichen Teil des Nationalparks (Porembski 1991), der im Vergleich zum nördlichen einen noch relativ hohen Anteil an immergrünen Waldbereichen (Galerie- und Inselwälder) aufweist (Abb. 4). Problematisch bei einer solchen Zuordnung der Arten ist die Tatsache, daß manche Cicindeliden Übergangsbereiche besiedeln oder im Tages- bzw. Jahresverlauf von einem Großbiotop in ein anderes wechseln (siehe oben). Insgesamt entspricht aber das Verteilungsmuster demjenigen, das man auf Grund der Mosaikstruktur des Untersuchungsgebietes erwartet, und die meisten Arten zeigen eine strenge Habitatsbindung.

Betrachtet man die Verbreitungsgebiete aller für die Elfenbeinküste nachgewiesenen Sandlaufkäferarten, so zeigt sich, daß *Dromicoidea elegantia* „endemisch“ in der Elfenbeinküste und dort im Norden vorkommt. Dies stützt sich aber bisher nur auf die drei im Comoé-Nationalpark gesammelten Exemplare, und man kann daher davon ausgehen, daß sich mit Sammlungen in Nachbarländern die Kenntnis des Verbreitungsgebietes erweitern wird. Es fällt auf, daß nur 3 Arten (ca. 10 %) ein im Bereich der Elfenbeinküste beschränktes Verbreitungsgebiet und ebenfalls nur 4 Arten (ca. 14 %) eine rein westafrikanische Verbreitung besitzen (siehe Tab. 1).

Tabelle 1: Verbreitungsmuster der 29 in der Elfenbeinküste vorkommenden Arten innerhalb Afrikas.

Elfenbeinküste „endemisch“ (1 Art)	Elfenbeinküste & Nachbarländer (3 Arten)	Elfenbeinküste & Westafrika (4 Arten)	Elfenbeinküste & weitere Verbreitung Afrika (21 Arten)
<i>D. elegantia</i>	<i>E. waltherhorni</i> <i>E. planatoflavum</i> <i>C. decellei</i>	<i>M. bocandei</i> <i>M. denticollis</i> <i>H. caternaulti</i> <i>M. plurinotata</i>	<i>P. concinna</i> <i>P. leprieurii</i> <i>E. lugubris</i> <i>E. deyrollei</i> <i>R. vittatus</i> <i>R. feisthameli</i> <i>R. nysa</i> <i>R. cinctus</i> <i>H. interruptum</i> <i>C. flavomaculata</i> <i>L. fimbriata</i> <i>L. neglecta</i> <i>L. luxerii</i> <i>L. saraliensis</i> <i>H. nilotica</i> <i>C. lutaria</i> <i>C. octoguttata</i> <i>M. flavidens</i> <i>M. fastidiosa</i> <i>M. melancholica</i> <i>C. chrysopyga</i>

Dagegen kommen 21 der vertretenen Arten (ca. 72 %) über große Bereiche Afrikas vor. Davon erreichen *H. nilotica* und *M. fastidiosa* ssp. *vicina* Nordafrika, *P. leprieurii* den Yemen und *M. melancholica* dringt über Südeuropa bis nach Indien vor. Der geringe Endemismusgrad und die kleine Anzahl von Arten mit eingeschränktem Verbreitungsgebiet ist kennzeichnend für die Cicindelidenfauna Westafrikas (siehe auch Pearson & Cassola 1992). Dies steht im scharfen Kontrast zu Ost- und Südafrika, die teilweise einen sehr hohen Prozentsatz endemischer Arten aufweisen (vor allem Länder wie Äthiopien, Kenia, Tansania, Somalia, Mozambique und Südafrika), aber auch Zentralafrika (Kamerun, Zaire und Angola). Dies könnte darin begründet sein, daß die Sudan/Sahel-Zone in Westafrika ein relativ barrierearmes Areal darstellt (vor allem durch das Fehlen großer Gebirgsstöcke) und paläoklimatisch die weite Ausbreitung von Savannen- und Steppenformationen zu den Maxima der Eiszeiten (Livingstone 1975) nur bedingt die Bildung von Endemismen in solchen Habitaten förderte.

Verzeichnis der für den Comoé-Nationalpark nachgewiesenen Sandlaufkäferarten

Subfam. Cicindelinae Csiki, 1906

Tribus Megacephalini Csiki, 1906

Megacephala bocandei bocandei Guerin, 1848

Megacephala denticollis schultzeorum W. Horn, 1904

Tribus Cicindelini Sloane, 1906

Subtribus Prothymina W. Horn, 1908 (sensu Rivalier, 1971)

Prothyma concinna erythrocnema Chaudoir, 1850

Prothyma leprieurii (Dejean, 1831)

Euryarthron waltherhorni Cassola, 1983

Euryarthron planatoflavum (W. Horn, 1922)

Subtribus Cicindelina W. Horn, 1908

Dromicoida elegantia (Werner, 1995)

Elliptica lugubris (Dejean, 1825)

Ropaloteres vittatus (Fabricius, 1801)

Ropaloteres nysa (Guerin, 1849)

Ropaloteres cinctus (Olivier, 1790)

Hipparidium interruptum (Fabricius, 1775)

Lophyridia fimbriata (Dejean, 1831)

Lophyra neglecta (Dejean, 1825)

Lophyra luxerii (Dejean, 1831)

Habrodera nilotica (Dejean, 1825)

Cylindera lutaria (Guerin, 1849)

Cylindera octoguttata (Fabricius, 1787)

Myriochile fastidiosa vicina (Dejean, 1831)

Myriochile flavidens (Guerin, 1849)

Myriochile plurinotata (Audouin & Brulle, 1839)

Myriochile melancholica (Fabricius, 1798)

Cratohaerea chrysopyga (W. Horn, 1892)

Verzeichnis der Cicindelidenarten, die für die Elfenbeinküste, aber nicht den Comoé-Nationalpark nachgewiesen sind

Elliptica deyrollei (Guerin, 1849)

„Lamto-Savanne“ (Lecordier 1972)

Ropaloteres feisthameli (Guerin, 1849)

„Korogho á Boundiali; leg. Schmitz“ (Basilewsky 1968)

Hipparidium caternaulti (Guerin, 1849)

„Bingerville, Koun-Abronso, Akoupé; leg. Decelle“ (Basilewsky 1968)

Calochrea flavomaculata tripunctata (Dejean, 1837)

„Korogho á Boundiali; leg. Schmitz“ (Basilewsky 1968)

Lophyra saraliensis (Guerin, 1849)

„Bingerville; leg. Decelle“ (Basilewsky 1968)

Cylindera decellei Basilewsky, 1968

„Gagnoa, Korea, Aboisso, Abengourou; leg. Decelle“ (Basilewsky 1968)

Bemerkungen zur Biologie der Sandlaufkäferarten

Megacephala bocandei. — 5 Exemplare in Eimern einer Anlage zum Fangen von Amphibien, Umgebung Lola-Tümpel, Lola-Plaine (4./10./13./19. 4.). 1 Exemplar im Übergangsbereich Savanne/Galerie (Camp) nachts am Licht. Nachtaktive, flugunfähige Savannenart, die im Comoé-N.P. nur im Bereich der Alluvialflächen gefunden wurde. Verbreitung der Nominatform: Senegal, Guinea Bissau, Guinea, Elfenbeinküste, Ghana, Togo, Benin, Nigeria.

Megacephala denticollis schultzeorum. — 3 Exemplare nachts im Galeriewald des Comoé (Camp), jeweils einen Tag nach Regenfällen (2 Exemplare am 19. 3., am 18. 3.: 7 mm Niederschlag; 1 Exemplar am 10. 4., am 9. 4.: 20 mm). Nachtaktive, flugunfähige Waldart, im Galeriewald entlang des Comoé auf Laubstreu, zum Teil im Licht der Campbeleuchtung jagend, aber nicht vom Licht „festgehalten“. Verbreitung der Unterart: Elfenbeinküste, Obervolta, Togo, Benin, Nigeria, N-Kamerun.

Prothyma concinna erythrocnema. — 9 Exemplare, meist im Galeriewald oder Übergangsbereich Galerie/Savanne, im Halbschatten bis Schatten auf Laubstreu, oft im Schutz des breitblättrigen Grases *Oplismenus hirtellus* (L.) jagend, das im Unterwuchs der Galerie häufig anzutreffen ist und lückenhafte Bestände bildet. Diese Art wurde auch zweimal in Inselwäldern auf unbewohnten und stark zerfallenen Termitenhügeln angetroffen. Alle beobachteten Exemplare traten einzeln auf, sie hielten sich aber meist in Waldbereichen auf, die auch von *E. waltherhorni*, *E. planatoflavum* und *R. cinctus* besiedelt waren. Flugunfähig. (10./11./15./21./26. 4./24. 5./7. 6.) Verbreitung der Unterart: Elfenbeinküste, Guinea, Äthiopien, Liberia, Tschad, Sierra Leone.

Prothyma leprieurii. — 1 Exemplar. Ein ♀ kam am 15. 6. ans Licht. K. Werner (mündl. Mitteilung) berichtet, daß er diese Art bisher ebenfalls nur an Lichtquellen fangen konnte. Verbreitung der Art: Westafrika, Senegal, Tschad, NO-Zaire, Äthiopien, Jemen.

Euryarthron waltherhorni. — 19 Exemplare, im Galeriewald oder dessen Randbereichen. Am Vormittag bis ca. 11.00 Uhr wurden Individuen öfters im galerienahen Savannenbereich gefunden, die sich später im Waldsaum aufhielten. Das gleiche Verhalten zeigte auch *E. planatoflavum*. Unter Umständen handelt es sich dabei um einen diurnalen Standortwechsel zur Thermoregulation, wobei sich die Tiere in der Savanne vormittags aufwärmen, bis der Galeriewald geeignete Bodentemperaturen oder Sonnenflecken aufweist, um dann in den inneren Bereich des Waldes zu wechseln. *E. waltherhorni* ist flugunfähig und hält sich im Wald auf lichten Stellen auf, die mit Falllaub bedeckt und lückenhaft mit der Poaceae *Oplismenus hirtellus* bestanden sind, unter die sich die Tiere bei Gefahr flüchten und dort regungslos verharren. Häufig mit *E. planatoflavum*, teilweise mit *P. concinna* und *R. cinctus* vergesellschaftet. (4./11./12./15./21. 4.) Verbreitung der Art: Mali (Koulikoro), Elfenbeinküste (Sirakoro); (Cassola 1983).

Euryarthron planatoflavum. — 20 Exemplare, im Galeriewald auf offenen Stellen mit spärlichem Unterwuchs, z. T. auf kleinen Fußwegen oder Hüttenvorplätzen des Camps im Galeriewald, seltener im Bereich von lehmig-kiesigen Nilpferdfurten. Ähnliches shuttle-Verhalten wie *E. waltherhorni*. Individuell markierte Tiere konnten über Wochen am gleichen Standort beobachtet werden, zum Teil auf Flächen von nur wenigen Quadratmetern. Diese Art war meistens mit *E. waltherhorni* und *R. cinctus* vergesellschaftet, teilweise auch mit *P. concinna* und einmal mit *H. interruptum*. Flugfähig. (2./4./12./15./21. 4.) Verbreitung der Art: Elfenbeinküste (Dimbroko; Horn 1922), Obervolta (Ouagadougou; Coll. Werner, unveröff.).

Dromicoida eleganta. — 3 Exemplare. Leider konnten von dieser interessanten Art nur drei Individuen beobachtet und gefangen werden. Ein ♂ jagte auf einem sandigen Fahrweg im

Bereich der offen Waldsavanne und flog bei Annäherung in angrenzende grasbestandene Flächen. Ein weiteres ♂ hielt sich am Fuß eines stark zerfallenen Termitenhügels auf, wo es kleine sandfarbene Ameisen jagte, möglicherweise die gleiche Art, die auch *C. chrysopyga* fraß. Dieses Tier zeigte keine nennenswerten Fluchtreaktionen, so daß man sich bis auf wenige Zentimeter annähern konnte. Das dritte Exemplar, ein ♀, kam nachts im Camp ans Licht, d. h. im Übergangsbereich Savanne/Galeriewald. Auf Grund der Tatsache, daß die Daten zu dieser Art äußerst dürftig und uneinheitlich sind, können kaum Aussagen über ihre Lebensweise getroffen werden, außer daß es sich wahrscheinlich um eine Savannenform handelt. (12./19. 4./11. 6) Verbreitung der Art: Bisher nur vom Comoé-N. P./Elfenbeinküste bekannt.

Elliptica lugubris. — 6 Exemplare, große und häufige Art der offenen Savannenwälder und Alluvialflächen. Die meisten beobachteten Tiere jagten zwischen den Horsten der frisch austreibenden Savannengräser auf sandig-lehmigen Freiflächen in voller Besonnung. Wenige Exemplare wurden auch auf sandigen Fahrwegen angetroffen, eines kam an eine Lichtfalle, die sich in der Savanne befand. Flugfähig. Zusammen mit *L. luxerii* auftretend und im gleichen Großbiotop wie *M. plurinotata* und *D. elegantia* (7./10./12./26. 4.) Verbreitung der Art: Senegal, Guinea, Mali, Sierra Leone, Elfenbeinküste, Togo, Nigeria, Kamerun, Äquatorialguinea, Zentralafr. Republik, Uganda, Kenia, Zaire.

Ropaloteres vittatus. — 1 Exemplar, in der Mittagshitze auf sandigem Fahrweg im Bereich der offenen Savannenwälder, im Randbereich der Lola-Plaine (Alluvialfläche). Flugfähig. (6. 4.) Verbreitung der Art: Senegal, Elfenbeinküste (Lamto-Savanne; Lecordier 1972), Sudan, Zaire, Nigeria, Zentralafr. Republik.

Ropaloteres nysa. — 5 Exemplare, bis auf ein Exemplar wurden alle Tiere nachts am Licht im Camp gefangen, das heißt im Übergangsbereich von Galeriewald zu einer Alluvialfläche (Lola-Plaine). 1 Exemplar hielt sich auf einem sandigen Streifen auf, der von dichten Gräsern bestanden war und im Saumbereich des Galeriewaldes liegt. Unter Umständen lebt diese Art im Comoé-N. P. im Randbereich von Galerie und Alluvialflächen bzw. Savannenwäldern. Flugfähig. (13./20./21. 4.) Verbreitung der Art: Senegal, Ghana, Togo, Elfenbeinküste, Sierra Leone, Kamerun, Zentralafr. Republik, Zaire, Uganda, Kenia, Sudan, Äthiopien.

Ropaloteres cinctus. — 20 Exemplare. Waldart, die häufig im Galeriewald anzutreffen ist, aber auch in Inselwäldern auftritt. Im Bereich des Camps vor allem auf sandig-lehmigen, halbschattigen kleinen Fußwegen und Hüttenvorplätzen. In gewissem Maß als „kulturfolgend“ zu bezeichnen, da die höchsten Individuendichten im Camp auftraten. *R. cinctus* bevorzugt offene Stellen des Waldbodens zum Jagen, flüchtet aber in dichte Laubstreu oder auf Blätter der angrenzenden Vegetation bis in ca. 50 cm Höhe. Nachts wurden öfters einzelne Tiere angetroffen, die auf bodenfernen Blättern saßen. Diese Übernachtungsplätze werden wahrscheinlich zum Schutz vor nachtaktiven, vagilen Prädatoren, wie z. B. *Megacephala denticollis*, Skorpionen, Solifugen und Spitzmäusen, aufgesucht (siehe auch Beobachtungen von individuellen und kommunalen Schlafplätzen einiger Sandlaufkäferarten in Peru: Pearson & Anderson 1985). Individuell markierte Tiere zeigten, daß diese Art ebenso wie *E. waltherhorni* und *E. planatoflavum* sehr standorttreu ist. *R. cinctus* trat nur innerhalb der Waldbereiche auf. Ein in Copula befindliches ♀ wurde dabei beobachtet, wie es eine ca. 1.5 cm große Ponerine, *Paltothyreus tarsatus* Forell, fraß (M. O. Rödel, mündl. Mitteilung). U. Braun, ebenfalls mündl. Mitt., beobachtete *R. cinctus* einige Male beim Fressen dieser wehrhaften Ameise, konnte aber nicht sehen, ob sie von den Cicindeliden aktiv erbeutet worden waren. Werner (1993b) berichtet, daß er *R. cinctus* mit „einer großen schwarzen Ameise“ in den Mandibeln antraf. Vergesellschaftet ist *R. cinctus* im Comoé-N. P. regelmäßig mit *E. planatoflavum*, scheint aber im Gegensatz zu dieser die etwas offeneren Stellen des Bodens im gemeinsam besiedelten Bereich zu nutzen. Außerdem tritt sie mit *E. waltherhorni* und *P. concinna* auf, wobei diese beiden Arten Bereiche dichter Bodenvegetation bevorzugen. Flugfähig. Die Serie aus dem Comoé-N. P. enthält hauptsächlich rötlichbraune Exemplare mit cremefarbenen Lateralstreifen der Elytren, helle Dorsalmakel sind sehr variabel bzw. fehlen ganz. Einige Tiere besaßen aber auch eine hellgrüne oder schwarze Grundfärbung. (1./2./4./5./10./19./21. 4.) Verbreitung der Art: Guinea, Sierra Leone, Togo, Ghana, Liberia, Elfenbeinküste, Nigeria, Kamerun, Äquatorialguinea, Kongo, Zaire, Gabun (Coll. Fahr), Zentralafr. Republik, Uganda, Sudan, Äthiopien.

Hipparidium interruptum. — 13 Exemplare. Ausgesprochene Waldart, die nur im Vollschatten der Galeriewälder anzutreffen war. Bevorzugter Lebensraum sind schmale, luftfeuchte, durch Erosion tief eingeschnittene temporäre Zuflüsse des Comoé („Nilpferdfurten“), die im Bereich der Sohle ein wechselndes Bodenmosaik aus Sand, Kies und Schlack aufweisen. Außerdem wurde *H. interruptum* im überschatteten Uferbereich der Kongo- und Iringo-Mündung in den Comoé angetroffen, wo sich die Art auf sandigen und nur spärlich mit Laub bedeckten Flächen aufhielt. Insgesamt drei Individuen wurden auf sandigen Flächen innerhalb der Galerie in weiterer Entfernung vom Fluß beobachtet. *H. interruptum* ist eine scheue, gewandt fliegende Art, die bei Annäherung über verhältnismäßig lange Strecken (bis ca. 30 m) flüchtet. Dabei werden die leuchtend metallisch-roten Tergite sichtbar. In einem Fall trat *H. interruptum* zusammen mit *C. octoguttata* (im Uferbereich der Kongo-/Comoé-Mündung) auf. (22. 3./7./15./18./23./26. 4.) Verbreitung der Art: Senegal, Guinea, Sierra Leone, Liberia, Elfenbeinküste, Nigeria, Kamerun, Zentralafrikanische Republik, Gabun, Zaire, Kongo, Äquatorialguinea, Angola.

Lophyridia fimbriata. — 10 Exemplare. Diese Art wurde nur auf einer ausgedehnten Sandbank gefunden, die sich zungenförmig vom Ufer in den Comoé erstreckte. Im völlig vegetationsfreien Bereich der Sandbank trat *L. fimbriata* in hoher Dichte auf, wobei die erhabenen Stellen in der Mitte der Sandbank, wo der Sand trocken war, gegenüber den nassen Bereichen im Spülsaum bevorzugt wurden. *L. fimbriata* war an dieser Sandbank mit *H. nilotica* vergesellschaftet. Dieses gemeinsame Auftreten der beiden Arten ist von vielen Lokalitäten innerhalb des großen Verbreitungsareals von *L. fimbriata* und *H. nilotica* bekannt (z. B. Pearson & Juliano 1991, Werner 1993a). Häufig kommt als weitere Art *Chaetodera regalis* (Dejean) auf solchen gewässernahen, vegetationslosen Sandflächen vor (Pearson & Mury 1979, Pearson & Juliano 1991, Werner 1993a), diese konnte aber im Comoé-N.P. nicht nachgewiesen werden. Erstnachweis von *L. fimbriata* für die Elfenbeinküste. (23. 3./1./12. 4.) Verbreitung der Nominatform: Sudan, Niger, Äthiopien, Kenia, Zentralafrikanische Republik, Zaire, Kamerun, Senegal, Guinea, Benin, Elfenbeinküste.

Lophyra neglecta. — 21 Exemplare. Individuen dieser Art wurden ab Anfang April auf Sandflächen entlang des Comoé beobachtet. Dabei wurden trockene, nahezu vegetationsfreie und stark besonnte Bereiche bevorzugt, die etwas vom Flußufer entfernt lagen (ähnliche Habitatsansprüche von *L. neglecta intermedia* in Kenia; Werner 1993a). Mit fortschreitendem Ansteigen des Comoé durch die ersten Niederschläge der Regenzeit und der dadurch bedingten Verkleinerung der Sandflächen im Flußbett nahm die Population in diesem Biotop immer mehr ab. Ab dem 10. 4. erschien *L. neglecta* auf einer größeren vegetationslosen und halbschattigen Sandfläche im Randbereich einer Alluvialfläche (Lola-Plaine) und dem Galeriewald des Comoé. Im angrenzenden Bereich, der lückenhaft mit Gräsern bestanden war, jagten drei Exemplare von *Graphipterus voltae* Basilevsky. Zwei Tage später drang *L. neglecta* in den Galeriewald ein, wo sie dann auf halbschattigen und sandigen Hüttenvorplätzen des Camps häufig anzutreffen war. Anscheinend wechselte diese Art mit dem Verschwinden der Sandflächen durch den Anstieg des Comoé das Habitat, wobei sich interessanterweise das neue in Bezug auf Temperatur, Beschattung und Vegetation stark vom ersten unterschied. *L. neglecta* trat auf den Sandflächen, auf denen sie entlang des Comoé gefunden wurde, als einzige Sandlaufkäferart auf, im Bereich des Galeriewaldes wurde je einmal *R. nysa* und *C. octoguttata* zusammen mit ihr beobachtet. (4./5./6./10./12./21./22. 4.) Verbreitung der Nominatform: Senegal, Sierra Leone, Guinea, Elfenbeinküste, Togo, Tschad, Ghana, Nigeria, Zaire, Angola, Kenia, Äthiopien.

Lophyra luxerii. — 1 Exemplar. Auf besonnener, sandiger Fahrspur im Bereich der offenen Waldsavanne. Weitere Exemplare dieser Art wurden ebenfalls in der Savanne angetroffen, wo sie sich meist auf kleinen sandigen Bereichen zwischen lückenhaften Horsten von Gräsern aufhielten. Vergesellschaftet mit *E. lugubris* und im gleichen Großbiotop wie *R. vittatus*, *M. plurinotata* und *D. elegantia* sowie *C. chrysopyga*. (22. 4.) Verbreitung der Art: Senegal, Guinea Bissau, Guinea, Sierra Leone, Elfenbeinküste, Ghana, Togo, Nigeria, Kamerun, Zentralafrikanische Republik, Gabun, Zaire, Uganda, Sudan, Kenia, Äthiopien.

Habrodera nilotica. — 7 Exemplare. Gleicher Fundort wie *L. fimbriata*. Im Unterschied zu dieser Art hielt sich *H. nilotica* eher am Spülsaum bzw. durchfeuchteten Bereich der Sandbank

im Comoé auf. Eine identische Biotopbeschreibung findet sich bei Rensch (1957) für ein Vorkommen von *H. nilotica* in Oberägypten. Es war zu beobachten, wie einzelne Tiere bei Flucht und zur Nahrungssuche kurze Strecken ins Wasser liefen. Eine ähnliche Trennung in Mikrohabitats wie bei *H. nilotica* und *L. fimbriata* untersuchten Schultz & Hadley (1987) bei *Cicindela oregona* Leconte und *C. tranquebarica* (Herbst), deren Habitatswahlverhalten an einem sandigen Flußufer in Arizona/USA beobachtet wurde. In diesem Fall bevorzugt *C. tranquebarica*, analog zu *L. fimbriata*, die höher gelegenen und trockenen Sandbereiche, während *C. oregona*, analog zu *H. nilotica*, die durchfeuchteten ufernahen Bereiche aufsucht. In ökophysiologischen Experimenten zeigten sie, daß *C. tranquebarica* sowohl eine höhere Letaltemperatur bei 0 % relat. Luftfeuchte (46°–47°C) als auch geringere Wasserverlustraten als *C. oregona* aufwies, die bei 39°–43°C in trockener Luft starb. Unter Umständen liegt bei *L. fimbriata* und *H. nilotica* ein ähnlicher Fall von physiologisch bedingter Mikrohabitats-trennung wie im oben geschilderten vorr. Erstnachweis für die Elfenbeinküste. (23. 3./1./12. 4.) Verbreitung der Nominatform: Sierra Leone, Elfenbeinküste, Togo, Nigeria, Zentralafr. Republik, Kongo, Zaire, Sudan, Äquatorialguinea, Ägypten, Äthiopien, Kenia, Mozambique, Zimbabwe, Südafrika.

Cylindera lutaria. — 18 Exemplare. Dies ist eine von vier dunkel gefärbten, kleinen Cicindelidenarten, die im Comoé-N. P. auf Schlickflächen in Gewässernähe oder auf ausgetrockneten Savannentümpeln vorkommen. *C. lutaria* wurde an drei verschiedenen, jeweils ca. 5 km auseinanderliegenden Savannentümpeln angetroffen, von denen zwei ausgetrocknet waren, der Schlick aber noch feucht und einer mit Wasser gefüllt war, an dem die Art im schlickigen Uferbereich jagte. *C. lutaria* wurde nur im Bereich dieser ephemeren, stehenden Savannengewässer, nicht aber auf Schlickflächen des Comoé und seiner Zuläufe gefunden. Vergesellschaftet war diese Art mit *C. octoguttata*, *M. flavidens* und *M. melancholica*. Erstnachweis für die Elfenbeinküste. (18./21./23. 4.) Verbreitung der Art: Guinea Bissau, Elfenbeinküste, Uganda, Sudan, Zaire, Zentralafr. Republik, Angola, Südafrika.

Cylindera octoguttata. — 29 Exemplare. Kleinste der nachgewiesenen Arten. *C. octoguttata* besiedelt wie die vorhergehende *Cylindera* ebenfalls dunklen, feuchten Schlick als Substrat, zeigt aber eine größere ökologische Plastizität, da sie nicht nur im Bereich von stehenden bzw. ausgetrockneten Savannengewässern vorkommt, sondern auch häufig im schlickigen Spülsaum des Comoé und seiner Zuflüsse zu finden war. Insgesamt drei Exemplare wurden im Untersuchungszeitraum in einem abweichenden Biotop gefunden: Sie hielten sich im halb-schattigen Bereich der sandigen Fußwege und Hüttenvorplätze des Camps innerhalb des Galerie-waldes auf (7.4.: ♀, 18. 4.: ♀, 21. 4.: ♂). Macfie (1922) berichtet, daß er in Accra (Ghana) häufig *C. octoguttata* dabei beobachtet hat, wie sie im Uferbereich von Pfützen und Tümpeln nach *Anopheles costalis*- und Culiciden-Larven „fischte“, indem die Tiere mit den Beinen im Wasser standen und beim Fangen der Beute mit dem Kopf ins Wasser tauchten. *C. octoguttata* trat zusammen mit *C. lutaria*, *M. flavidens* und *M. melancholica* auf. (27. 3./3./6./7./8./12./18./21./23. 4.) Verbreitung der Art: Senegal, Sierra Leone, Elfenbeinküste, Liberia, Guinea, Ghana, Togo, Nigeria, Kamerun, Zentralafr. Republik, Mali, Benin, Zaire, Gabun, Sudan, Äthiopien, Äquatorialguinea, Kongo, Angola, Namibia, Südafrika, Fernando Poo.

Myriochile flavidens. — 14 Exemplare. Ebenfalls wie *C. lutaria* und *C. octoguttata* eine kleine, dunkel gefärbte Art, die nur an zwei relativ großen Savannentümpeln im Comoé-N. P. gefunden wurde. In einem Fall hielt sie sich im feuchten Schlickbereich des Tümpelufers auf, im anderen auf einer ca. 100 m² großen Schlammfläche, die zu diesem Zeitpunkt kein offenes Wasser mehr besaß. Ähnlich wie *C. lutaria* war auch *M. flavidens* nur im Bereich dieser stehenden, ephemeren Savannengewässer zu finden. Die ♂ von *M. flavidens* besitzen im Unterschied zu den ♀ auffällig weiß gefärbte Mandibeln, so daß sie sich selbst für den Betrachter deutlich vom dunklen Untergrund abheben. Pearson (1988) beschreibt ähnliche Verhältnisse im Falle von *H. xanthophilum* W. Horn in Gabun (Makokou). Er beobachtete, wie die ♂ vor potentiellen Paarungspartnern stehenblieben und ihre Mandibeln in schneller Folge öffneten und schlossen. Mit *C. lutaria*, *C. octoguttata* und *M. melancholica* und in einem Fall auch mit *M. fastidiosa vicina* vergesellschaftet. Erstnachweis für die Elfenbeinküste. (8./21./23. 4./21. 5.) Verbreitung der Nominatform: Guinea Bissau, Guinea, Sierra Leone, Elfenbeinküste, Obervolta, Togo, Nigeria, Kamerun, Zentralafr. Republik, Zaire, Uganda, Sudan, Äthiopien.

Myriochile fastidiosa vicina. — 4 Exemplare. M. O. Rödel sammelte drei Individuen am Licht der Campbeleuchtung im Übergangsbereich Alluvialfläche/Galeriewald. Ein Exemplar wurde zusammen mit *M. flavidens* auf dunklem Schlick einer vegetationslosen Pfütze gefangen. In Äthiopien fand K. Werner (mündl. Mitt.) diese Art auf dünn mit Gras bestandenem, lehmigem Boden. (21. 5.) Verbreitung der Unterart: Mauretanien, Senegal, Guinea, Sierra Leone, Liberia, Elfenbeinküste, Mali, Obervolta, Ghana, Kamerun, Niger, Tschad, Sudan, Äthiopien, Uganda, Tansania, Zaire, Zentralafri. Republik, Kongo, Äquatorialguinea, Angola, Namibia, Malawi, Zimbabwe.

Myriochile plurinotata. — 9 Exemplare. Als einzige der kleinen, dunkel gefärbten Sandlaufkäferarten wurde *M. plurinotata* nicht auf feuchtem, meist in Gewässernähe befindlichem Substrat gefunden, sondern trat immer nur in Einzelexemplaren verstreut auf sandigen Flächen, z. B. Fahrwegen, auf. Vier Exemplare wurden nachts am Licht im Randbereich von Galeriewald und Savanne gefangen. Die tagsüber beobachteten Tiere hielten sich vornehmlich im Halbschatten der lückig stehenden Savannenbäume auf. Im gleichen Großbiotop wie *E. lugubris*, *L. luxerii* und *D. elegantia*. (11./20./21. 4./10./21. 5.) Verbreitung der Art: Mauretanien, Senegal, Mali, Guinea Bissau, Sierra Leone, Elfenbeinküste, Obervolta, Niger, Nigeria, Zentralafri. Republik.

Myriochile melancholica. — 40 Exemplare. Größte Art, die im Comoé-N.P. schlammiges Substrat bewohnt. Überall an Gewässerrändern anzutreffen, wobei anscheinend stehende Savannengewässer bevorzugt werden. Da sich diese erst mit Einsetzen der Regenzeit bilden, war *M. melancholica* zuerst im Bereich des Comoé und kleiner Zuflüsse zu finden, später trat sie als dominante Art vor allem an etwas größeren Savanntentümpeln im schllickigen Uferbereich auf. Vergesellschaftet mit *C. lutaria*, *C. octoguttata* und *M. flavidens*, in einem Fall mit *M. fastidiosa vicina*. Das große Verbreitungsgebiet, das von Südeuropa bis Indien reicht und ganz Afrika einschließt, wobei auch ozeanische Inseln besiedelt sind (z. B. Capverden, São Tomé (Coll. Fahr), Seychellen, Comoren, Mauritius etc.), zeugt von der Kolonisationsfähigkeit dieser Art. Insofern scheint sie auch in kleinerem Maßstab dafür prädestiniert zu sein, unvorhersagbare Biotope wie die ephemeren Savanntentümpel schnell und erfolgreich zu besiedeln. Solche schllickigen Substrate in Gewässernähe sind besonders zu Beginn der Regenzeit extrem kurzlebig, da der Boden noch wenig durchfeuchtet ist und andererseits hohe Temperaturen und intensive Sonneneinstrahlung vorherrschen, so daß in Abhängigkeit von den Regenfällen geeignete Biotope innerhalb von Tagen bis Stunden entstehen und wieder verschwinden. Sucht man nach geeigneten, d. h. feuchten Schlickflächen, so ist *M. melancholica* fast immer in großer Individuenzahl anzutreffen. (22. 3./3./8./18./19./23. 4./21. 5.) Verbreitung der Art: Siehe oben.

Cratohaerea chrysopyga. — 9 Exemplare. Diese auffällig metallisch blau bis grün gefärbte Art war nur auf den bis zu 5 m hohen Termitenbauten von *Macrotermes bellicosus* Smeathman zu finden. Auffälligerweise waren immer nur bestimmte Termitenhügel besetzt, wobei es keinen Unterschied machte, ob die Bauten verlassen oder bewohnt waren. Direkt in der Umgebung befindliche Hügel, die in Bezug auf Besonnung, Vegetation, umgebenden Boden Grund etc. vergleichbar waren, wurden nie besiedelt, während ganz bestimmte Termitenbauten nach dem Abfangen von einzelnen *C. chrysopyga* meist nach ein bis zwei Tagen erneut besetzt waren. Bis auf zwei Fälle, in denen einmal ein Pärchen in Copula und ein andermal ein getrennt laufendes Pärchen auf demselben Hügel gleichzeitig angetroffen wurde, kam diese Art immer nur in Einzelexemplaren auf dem jeweiligen Termitenbau vor. Ebenso waren keine geschlechtsspezifischen Unterschiede festzustellen, d. h. sowohl ♂ als auch ♀ bewohnten dieses für Cicindeliden ungewöhnliche Biotop. Nach dem Abfangen von z. B. einem ♂ erschien auf dem gleichen Hügel wenige Tage später ein ♂ oder ♀ bzw. vice versa. Somit scheint es sich nicht um temporäre Treffpunkte zur Partnerfindung zu handeln, da ungestörte Individuen über Tage auf demselben Termitenbau verweilen und dort beim Jagen beobachtet wurden. Horn (1921) berichtet, daß sich diese Art in Joko/Kamerun angeblich in der Nähe unterirdischer Termitenbauten aufhält. Weiterhin ist es bemerkenswert, daß *C. chrysopyga* nicht wie andere Sandlaufkäferarten ständig umherläuft, sondern z. T. bis zu 25 min. regungslos sitzenbleibt. Bei Annäherung fliegen die Tiere relativ spät auf und landen meist auf der entgegengesetzten Seite des Termitenhügels. Bei größerer Störung fliegen sie entweder vom Hügel fort oder flüchten im Falle von verlassenen Bauten in aufgebrochene Termitengänge.

Es konnten oft Goldwespen (Chrysididae) beobachtet werden, wie sie langsam die Termitenbauten fliegend absuchten. Die Größe und Farbe dieser Tiere ähnelt sehr stark der von *C. chrysopyga*. Ob zwischen diesen beiden Arten irgendeine Form von Wechselbeziehung besteht, konnte nicht festgestellt werden. Wie oben schon erwähnt, verhält sich *C. chrysopyga* auf den Termitenhügeln sehr ruhig, und nur wenige Male wurde beobachtet, wie die Tiere am Fuß ihres Hügel jagten. Die Beute bestand aus winzigen, 1–1.5 mm langen hellgelben Ameisen. Eine weitere Besonderheit zeichnet diese Art gegenüber anderen Cicindeliden aus: Die Mandibeln der ♂ sind im Durchschnitt um den Faktor 1.3 länger als die der ♀, stark sichelförmig und tragen im Gegensatz zu den Mandibeln der ♀ kaum Zähne. Ähnliche Verhältnisse liegen bei der Schwesternart *C. brunet* (Gory) vor, wie an Hand von Museums-exemplaren festgestellt wurde. Unter Umständen dient bei *C. chrysopyga* dieser für Cicindeliden relativ ungewöhnliche Sexualdimorphismus dem ♂ zum besseren Festhalten des ♀ bei der Copulation, da sie sich dabei meist auf den senkrechten Wänden der Termitenbauten befinden. (12./13./19./26. 4./20. 5.) Verbreitung der Art: Senegal, Sierra Leone, Guinea, Liberia, Elfenbeinküste, Benin, Togo, Kamerun, Zentralafr. Republik, Zaire, Uganda, Kenia.

Artenvergesellschaftungen und Koexistenz

Zur Untersuchung, ob sich interspezifische Konkurrenz in Form einer Merkmalsverschiebung auswirkt (siehe Einleitung), wurden sämtliche Arten in Bezug auf Körper- und Mandibellänge vermessen (siehe Material und Methoden). Die Regressionsgerade (Abb. 5) zeigt, daß Körper- und Mandibellängen linear und positiv miteinander korreliert sind. Die einzigen abweichenden Werte sind die von *L. fimbriata* und den ♂ von *C. chrysopyga*. Mögliche Erklärungen dafür siehe Beschreibung der Biologie von *C. chrysopyga* und für *L. fimbriata* siehe unter „4. Comoé-Sandbänke“.

Pearson & Mury (1979) zeigten in Wahlexperimenten, in denen verschiedene Cicindelidenarten zwischen unterschiedlich großer Beute wählen konnten, daß die Mandi-

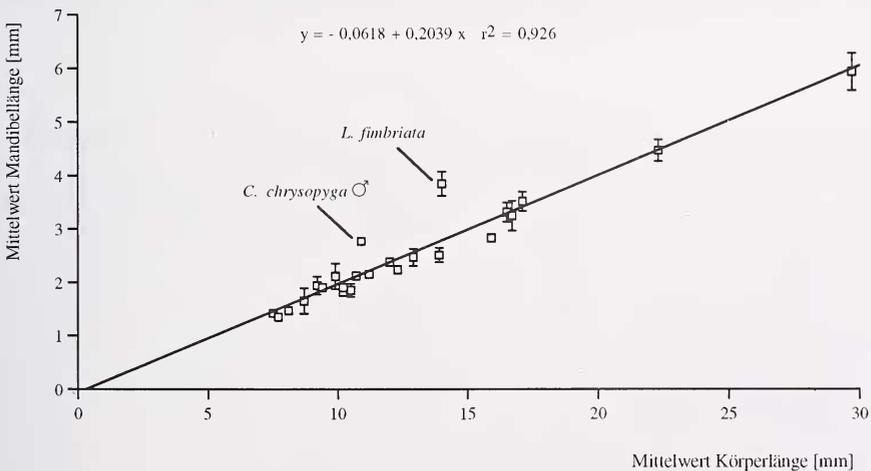


Abb. 5: Korrelation der Körper- und Mandibellängen von 23 Cicindelidenarten (für *C. chrysopyga* sind die Werte nach Geschlecht getrennt aufgetragen). Senkrechte Linien geben die Standardabweichung an.

bellängen der jeweiligen Arten direkt mit der mittleren bevorzugten Beutegröße korreliert sind. Auf Grund verschiedener Mandibellängen könnten somit syntope Sandlaufkäferarten unterschiedliche Beutespektren nutzen und die interspezifische Nahrungskonkurrenz vermindern.

Dieser Ansatz soll im Folgenden für die jeweiligen Biotope untersucht werden. Wichtige Zusatzinformationen wie Beuteabundanz und Größenspektrum konnten auf Grund des beschränkten Untersuchungszeitraumes leider nicht aufgenommen werden. Diese wären für eine genaue Analyse unabdingbar, und so bleiben einige Aussagen spekulativ oder fußen auf nicht-quantitativen Beobachtungen.

1. Galeriewald

Im Bereich des Galeriewaldes traten fünf Arten auf: *P. concinna*, *E. waltherhorni*, *E. planatoflavum*, *H. interruptum* und *R. cinctus*. Faßt man diese zusammen und betrachtet ihre Mandibelverhältnisse (Abb. 6; Tab. 2), so scheinen sie nicht der Voraussage einer Merkmalsdivergenz zu folgen. Regelmäßig miteinander vergesellschaftet waren allerdings nur *E. waltherhorni*, *E. planatoflavum* und *R. cinctus*, während *P. concinna* und *H. interruptum* meist ohne unmittelbare Begleitarten auftraten (siehe oben, „Bemerkungen zur Biologie“ dieser Arten). *E. waltherhorni* jagte hauptsächlich im Bereich dichter Bodenv egetation (vor allem unter den breiten Blättern des Grases *O. hirtellus*), *E. planatoflavum* und *R. cinctus* bevorzugten dagegen offenere Bereiche des Waldbodens. In diesem Zusammenhang ist auch zu bemerken, daß die beiden letztgenannten Arten im Gegensatz zu der ersteren flugfähig sind und daher unterschiedliche Strategien der Prädatorenvermeidung besitzen. Betrachtet man die Arten, die die größte Nischenüberlappung aufweisen, nämlich *R. cinctus* und *E. planatoflavum*, so zeigt sich, daß sie sich in Bezug auf ihre Mandibellängen deutlich unterscheiden (Verhältnis von 1.32; Tab. 2). Auffällig ist auch die Tatsache, daß *H. interruptum* und *R. cinctus*, die an geeigneten Stellen in hoher Dichte auftraten und deren Imagines eine sehr ähnliche Lebensweise führen, nie vergesellschaftet waren und andererseits fast identische Mandibellängen besitzen.

Tab elle 2: Mandibelverhältnisse für Cicindelidenarten (n = Anzahl der vermessenen Individuen; Mittelwert der Mandibellänge) der Galeriewälder.

	<i>E. waltherhorni</i>	<i>E. planatoflavum</i>	<i>H. interruptum</i>	<i>R. cinctus</i>
<i>P. concinna</i> (n = 9; 2.38)	1.04	1.05	1.37	1.39
<i>E. waltherhorni</i> (n = 19; 2.47)		1.02	1.32	1.34
<i>E. planatoflavum</i> (n = 20; 2.51)			1.29	1.32
<i>H. interruptum</i> (n = 13; 3.25)				1.02
<i>R. cinctus</i> (n = 20; 3.32)				—

2. Savanne

In der offenen Waldsavanne wurden fünf Arten angetroffen: *M. plurinotata*, *D. elegantia*, *L. luxerii*, *R. vittatus* und *E. lugubris*. Diese Arten bewohnten den spärlich bewachsenen Boden dieses Großbiotops, während *C. chrysoptera* ausschließlich auf den Termitenhügeln von *M. bellicosus* zu finden war und *C. lutaria*, *C. octoguttata*, *M. flavidens* sowie *M. melancholica* an Gewässerränder innerhalb der Savannen gebunden waren (siehe „3. Savannengewässer/Schlickufer“) und offensichtlich nicht in Konkurrenz mit den erstgenannten Arten treten konnten. Daher werden nur diese als Artengemeinschaft behandelt. *D. elegantia* wurde lediglich in drei Exemplaren und in äußerst verschiedenen Kleinbiotopen beobachtet. Auf Grund der Seltenheit

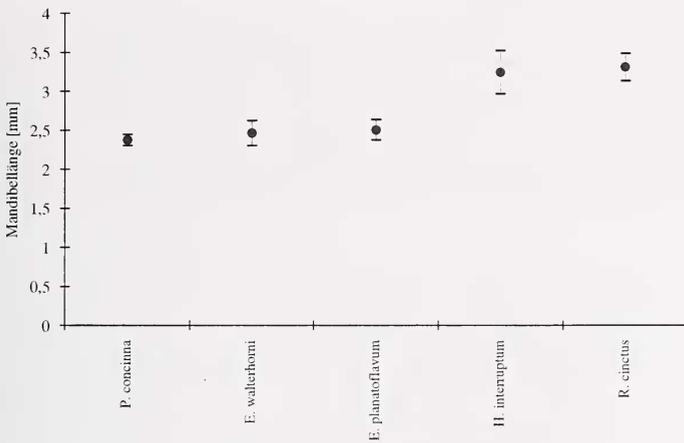


Abb. 6: Mittlere Mandibellängen (Punkte) und Standardabweichung (senkrechte Linien) für Cicindelidenarten der Galeriewälder.

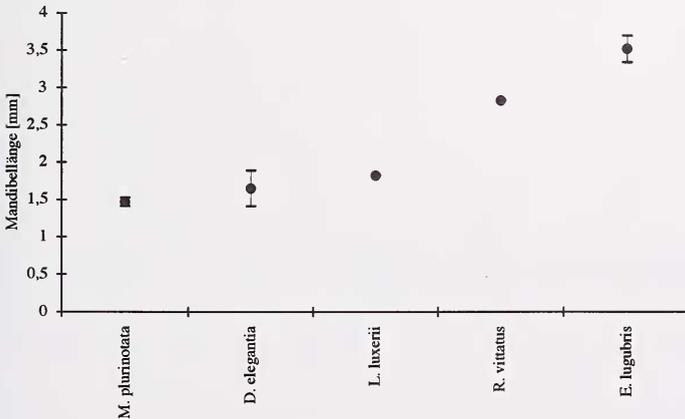


Abb. 7: Mittlere Mandibellängen (Punkte) und Standardabweichung (senkrechte Linien) für Cicindelidenarten der Baumsavanne.

dieser Art im Untersuchungszeitraum und der uneinheitlichen Fundumstände, die keine Zuordnung im Sinne einer Artenvergesellschaftung zulassen, wird sie im Folgenden ausgeschlossen.

Die verbleibenden vier Arten, die in ihrer Imaginalbiologie starke Nischenüberlappung zeigen und sich daher im Sinne einer Konkurrenzvermeidung in mindestens einem Parameter unterscheiden sollten, scheinen in Bezug auf die Mandibellängen den Voraussagen einer Hutchinson-ratio zu folgen: *M. plurinotata*, *L. luxerii*, *R. vittatus* und *E. lugubris* weisen Mandibelverhältnisse von ≥ 1.24 auf (Tab. 3, Abb. 7). Besonders häufig vergesellschaftet waren *L. luxerii* und *E. lugubris*, die einen besonders hohen Wert (1.93; Tab. 3) aufweisen. Die z. T. geringen Stichproben vermessener Individuen lassen allerdings keine Statistik zu.

3. Savannengewässer/Schlickufer

Für die dunkel gefärbten, schlammigen Ufer der Savanntümpel war die Tatsache charakteristisch, daß fast immer unterschiedliche Artenkombinationen anzutreffen waren. Dies steht in deutlichem Kontrast zu den anderen Habitaten, die durch die Voraussagbarkeit der Artenvergesellschaftungen ausgezeichnet waren. Von allen untersuchten Lebensräumen, die von Sandlaufkäfern besiedelt wurden, ist dieses Habitat durch seine Kurzlebigkeit und Unvorhersagbarkeit gekennzeichnet. Beson-

Tabelle 3: Mandibelverhältnisse für Cicindelidenarten (n = Anzahl der vermessenen Individuen; Mittelwert der Mandibellänge) der Baumsavanne.

	<i>D. elegantia</i>	<i>L. luxerii</i>	<i>R. vittatus</i>	<i>E. lugubris</i>
<i>M. plurinotata</i> (n = 9; 1.47)	1.12	1.24	1.93	2.39
<i>D. elegantia</i> (n = 3; 1.65)		1.10	1.72	2.13
<i>L. luxerii</i> (n = 1; 1.82)			1.55	1.93
<i>R. vittatus</i> (n = 1; 2.83)				1.24
<i>E. lugubris</i> (n = 6; 3.52)				—

Tabelle 4: Individuenzahl von drei Cicindelidenarten, die an zwei folgenden Tagen auf einer Schlickfläche quantitativ abgefangen wurden.

	18. 4. 1993	19. 4. 1993
<i>C. lutaria</i>	1	—
<i>C. octoguttata</i>	1	—
<i>M. melancholica</i>	13	11

ders zu Beginn der Regenzeit füllen sich nach Niederschlägen Senken und Mulden mit Wasser, um dann häufig im Verlauf der folgenden Tage durch die starke Sonneneinstrahlung wieder auszutrocknen. Die von *C. lutaria*, *C. octoguttata*, *M. flavidens* und *M. melancholica* besiedelten Bereiche, schlammige Gewässerränder oder größere Schlickflächen, verändern sich demzufolge von Tag zu Tag erheblich. Zur Untersuchung, ob die Artenkombinationen auf Grund der Unvorhersagbarkeit des Habitates zufällig zustandekommen, wurden auf einer ca. 20 m² großen Schlickfläche, die nach dem Austrocknen eines Savanntümpels entstanden war, sämtliche Cicindeliden abgefangen. Zu diesem Zeitpunkt war nur noch eine kleine Pfütze vorhanden. Am nächsten Tag wurde der quantitative Abfang wiederholt (Tab. 4). Am dritten Tag war die Oberfläche des Schlicks trocken und keine weiteren Cicindeliden anzutreffen. Durch die Schwierigkeit, eine sowohl vom Zeitpunkt als auch von der Größe (Übersichtlichkeit) geeignete Fläche zu finden, war diese Untersuchung daher auf diese beiden Abfänge beschränkt.

An beiden Tagen war *M. melancholica* annähernd gleich häufig vertreten. *C. lutaria* und *C. octoguttata* waren dagegen am ersten Tag nur in Einzelexemplaren vorhanden und fehlten am zweiten Tag vollständig. Dieses Ergebnis befindet sich im Einklang mit der Beobachtung, daß *M. melancholica* an fast allen untersuchten Schlickflächen auftrat und oft die dominierende Art war. *C. octoguttata* zeigte ein ähnliches Verbreitungsmuster, wobei sie im Gegensatz zu den anderen schlickbewohnenden Arten auch an den Ufern von Fließgewässern zu finden war. *C. lutaria* und *M. flavidens* dagegen konnten nur im Bereich stehender oder ausgetrockneter Savanntümpel nachgewiesen werden. Außerdem war auffällig, daß die beiden letzteren Arten meist an solchen Biotopen auftraten, die schon eine gewisse Zeit bestanden hatten. Daher stellt sich die Frage, ob es sich bei den jeweils vorgefundenen Artenkombinationen (es traten sowohl alle vier hier behandelten Arten als auch unterschiedliche Kombinationen gemeinsam auf) um Sukzessionsstadien zum jeweiligen Zeitpunkt handelt oder ob diese durch zufällige Besiedelungsereignisse jeweils stochastische Gemeinschaften darstellen. Zur Klärung dieser Frage wäre jedoch eine größere Anzahl von Experimenten notwendig. *M. melancholica* und in geringerem Maße *C. octoguttata* scheinen in jedem Fall verbreitungsstarke Arten zu sein, was man vor allem an Hand der zoogeographischen Verbreitung von *M. melancholica* sehen kann (siehe oben, „Bemerkungen zur Biologie“ dieser Art), und daher für eine schnelle und erfolgreiche Besiedelung solcher ephemeren Biotope prädestiniert.

Betrachtet man die Mandibelverhältnisse (Abb. 8; Tab. 5), so liegen alle Arten in einem sehr engen Bereich. Dies kann mehrere Gründe haben: Zum einen besteht die Möglichkeit, daß das Größenspektrum der Beutetiere sehr eng ist und dadurch bedingt keine Nischendifferenzierung in diesem Parameter möglich ist. Für diese Annahme gibt es auf Grund von Freilanduntersuchungen an vergleichbaren Gewässerrändern in Arizona/USA einige Hinweise (Pearson & Mury 1979, Pearson & Knisley 1985). Dort war sowohl die Beuteabundanz als auch das Größenspektrum im Vergleich zu anderen von Cicindeliden besiedelten Biotopen stark eingeschränkt. Beobachtungen dieser Art konnten auch im Comoé-N. P., allerdings ohne quantitative Daten (siehe Einleitung), gemacht werden.

Zum anderen könnte es sein, daß Arten, die auf solche ephemeren Biotope spezialisiert sind, ihre Beute in sehr kurzer Zeit möglichst effektiv nutzen müssen. Falls

diese unvorhersagbare Ressource ein geringes Größenspektrum aufweist, wären wie im obigen Fall die Arten auf dieses festgelegt. Interspezifische Konkurrenz könnte in diesem Fall unter Umständen durch die stochastische Besiedelung dieser Biotope herabgesetzt sein.

4. Comoé-Sandbänke

Auf den Sandbänken des Comoé wurden drei Arten angetroffen: *L. neglecta*, *H. nilotica* und *L. fimbriata*. Interessanterweise wurde *L. neglecta* nie mit *H. nilotica* und *L. fimbriata* zusammen vorgefunden, sondern immer nur alleine: *L. neglecta* und *H. nilotica* besitzen fast identische Mandibellängen, und falls im Bereich der Sandbänke Nahrungskonkurrenz eine starke Rolle spielt, sollte man auch diese Artenkombination nicht antreffen. Insofern scheinen diese Arten durch unterschiedliche Mikrohabitatwahl (siehe oben, „Bemerkungen zur Biologie“) separiert zu sein. *H. nilotica* und *L. fimbriata* sind dagegen eine sehr stabile Artengemeinschaft über ihr großes Verbreitungsgebiet in Afrika hinweg (z. B. Pearson & Mury 1979, Pearson & Juliano 1991, Werner 1993a, b). Betrachtet man Abb. 9, so fällt der große Unterschied der Mandibellängen zwischen diesen beiden Arten auf. Ihre Hutchinson-ratio (1.98; Tab. 6) würde daher noch eine Art mittelgroßer Mandibellänge „zulassen“. Tatsächlich tritt mit diesen beiden Arten häufig *Chaetodera regalis* auf, die eine Mandibellänge von 3.1–3.15 mm besitzt, aber interessanterweise eine etwas größere Körperlänge (ca. 16 mm) als *L. fimbriata* (ca. 14.5 mm) hat (Pearson & Mury 1979). Damit würde *C. regalis* ziemlich genau auf der Regressionsgeraden von Abb. 5 liegen, während *L. fimbriata* bei ähnlicher Körperlänge deutlich über dieser liegt. Inwieweit diese Mandibelverhältnisse tatsächlich eine Antwort auf interspezifische Konkurrenz darstellen, bleibt experimentell zu überprüfen. In diesem Zusammenhang sei auf die Anmerkungen zu *L. neglecta* und *H. nilotica* verwiesen.

Tabelle 5: Mandibelverhältnisse für Cicindelidenarten (n = Anzahl der vermessenen Individuen; Mittelwert der Mandibellänge) der Savannengewässer/Schlickufer.

	<i>C. octoguttata</i>	<i>M. flavidens</i>	<i>M. melancholica</i>
<i>C. lutaria</i> (n = 18; 1.35)	1.05	1.41	1.56
<i>C. octoguttata</i> (n = 20; 1.42)		1.34	1.49
<i>M. flavidens</i> (n = 14; 1.90)			1.11
<i>M. melancholica</i> (n = 20; 2.11)			—

Tabelle 6: Mandibelverhältnisse für Cicindelidenarten (n = Anzahl der vermessenen Individuen; Mittelwert der Mandibellänge) der Comoé-Sandbänke.

	<i>H. nilotica</i>	<i>L. fimbriata</i>
<i>L. neglecta</i> (n = 20; 1.85)	1.05	2.08
<i>H. nilotica</i> (n = 7; 1.94)		1.98
<i>L. fimbriata</i> (n = 10; 3.85)		—

Schlußfolgerungen

Die post hoc durchgeführte Analyse der Artengesellschaften unterschiedlicher Biotope an Hand von Mandibellängen der einzelnen Cicindelidenarten ersetzt nicht eine direkte Untersuchung mit vergleichenden oder experimentellen Ansätzen zur Überprüfung der Frage, ob diese Artengemeinschaften durch interspezifische Konkurrenz strukturiert sind. Trotzdem scheinen die Ergebnisse dieser wie auch anderer Arbeiten (Pearson & Mury 1979, Pearson 1980, Pearson & Juliano 1991, Ganeshiah & Belavadi 1986, Schultz & Hadley 1987) starke Hinweise darauf zu geben, daß es sich im Falle von Sandlaufkäfern um eine Gilde handelt, die stark durch interspezifische

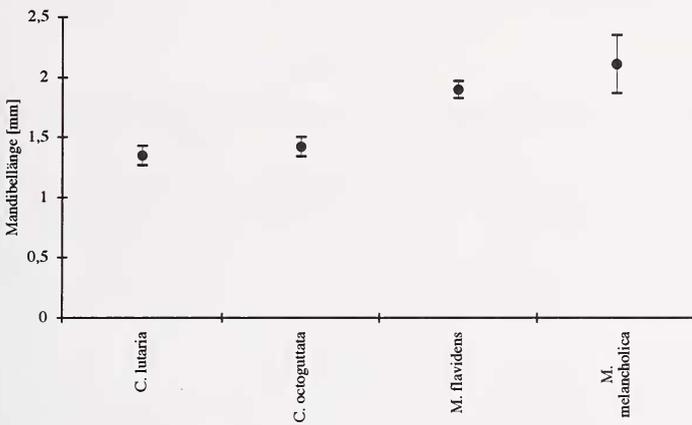


Abb. 8: Mittlere Mandibellängen (Punkte) und Standardabweichung (senkrechte Linien) für Cicindelidenarten der Savannengewässer/Schlickufer.

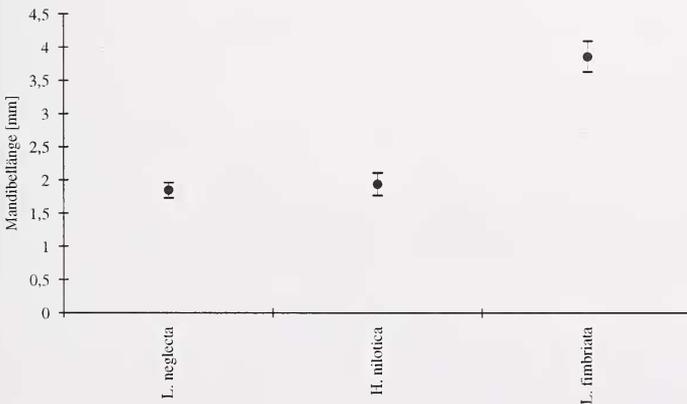


Abb. 9: Mittlere Mandibellängen (Punkte) und Standardabweichung (senkrechte Linien) für Cicindelidenarten der Comoé-Sandbänke.

Konkurrenz geprägt ist. Im Falle der vorliegenden Arbeit konnten nur die Mandibelverhältnisse quantitativ ausgewertet werden. Viele der wichtigen Parameter, wie z. B. Nahrung, Temperatur, Feuchtigkeitsansprüche, Larval- und Fortpflanzungsbiologie, sowie Prädatoren und Phänologie der jeweiligen Arten konnten nicht oder nur sehr ungenügend erfaßt werden (siehe Einleitung). Da es sich bei Cicindeliden um eine Gruppe handelt, die sowohl im natürlichen Lebensraum relativ leicht zu beobachten als auch experimentell zu manipulieren ist, wäre es wünschenswert, weitere Untersuchungen zu diesem Fragenkomplex an ihnen durchzuführen.

Außerdem sei darauf hingewiesen, daß Sandlaufkäfer im Bereich des Naturschutzes durch die meist spezialisierten Habitatsansprüche gut als Charakterarten zur Beurteilung von Schutzgebieten verwendet werden könnten. Eine ausführliche Darstellung dieses Aspekts findet sich bei Pearson & Cassola (1992).

Danksagung

Ich danke Jürgen Wiesner (Wolfsburg), Wolfgang Lorenz (Tutzing) und Karl Werner (Peiting) für die Hilfe bei der Bestimmung der Arten sowie für Literaturhinweise. Die Zoologische Staatssammlung München, insbesondere Dr. Scherer, gewährte mir uneingeschränkten Zugang zur Sammlung der ZSM und zur Sammlung Frey. Dank gebührt Mark Oliver Rödel (Tübingen) für die Sammlung einiger Cicindeliden nach meiner Abfahrt sowie Marco Spieler (Würzburg) für die Hilfe bei der Anfertigung von Graphiken und zahlreiche Anregungen. Prof. Dr. K. E. Linsenmair (Würzburg) danke ich für das Ermöglichen dieser Arbeit im Comoé-Nationalpark, Literaturhinweise sowie die Durchsicht des Manuskriptes.

Zusammenfassung

Im Comoé-Nationalpark wurden 23 Cicindelidenarten auf einer Fläche von ca. 10 km² nachgewiesen. *Cylindera lutaria*, *Habrodera nilotica*, *Lophyridia fimbriata* und *Myriochile flavidens* waren von der Elfenbeinküste unbekannt. *Euryarthron planatoflavum* wird zum ersten Mal von Obervolta gemeldet. Eine Art (*Dromicoida elegantia*) war unbeschrieben (Werner 1995). Das Untersuchungsgebiet zeichnet sich durch einen außergewöhnlichen Artenreichtum aus, der durch das Habitatmosaik des Nationalparks begründet ist. Nur wenige Arten sind zoogeographisch auf die Elfenbeinküste und angrenzende Länder beschränkt, die meisten finden sich auch in Zentral- oder Ostafrika. Mögliche Gründe dafür werden angeführt. Sandlaufkäfer sind Mitglieder einer carnivoren Arthropodengilde, die in Habitaten mit hohen Temperaturen jagen. Durch die extremen Umweltbedingungen kommen nur wenige Organismen als potentielle Konkurrenten in Frage. Es kann davon ausgegangen werden, daß Cicindeliden, die syntop vorkommen, auf Grund einer sehr einheitlichen Lebensweise untereinander den stärksten Konkurrenzdruck ausüben. Nach Untersuchung der spezifischen Habitatpräferenzen der einzelnen Arten werden die Hutchinson-ratios der Mandibellängen sympatrischer Arten verglichen. Es zeigt sich, daß Arten, die im selben Mikrohabitat auftreten und eine vergleichbare Lebensweise haben, im allgemeinen den Voraussagen einer Merkmalsdivergenz folgen, während Arten, die zwar im gleichen Großbiotop leben, aber unterschiedliche Mikrohabitatsansprüche besitzen, häufig überlappende Mandibelverhältnisse aufweisen. Dies wird im Sinne von Strategien zur Konkurrenzverminderung diskutiert.

Literaturverzeichnis

- Basilewsky, P. (1966): Revision des *Megacephala* d'Afrique (Coleoptera Carabidae Cicindelinae). — Ann. Mus. Roy. Afr. Centr., Serie IN-o8 152: 1–149.
- Basilewsky, P. (1968): IV. Coleoptera Carabidae. — In: Contributions à la connaissance de la fauna entomologique de la Côte d'Ivoire (J. Decelle, 1961–1964), I. partie. Ann. Mus. Roy. Afr. Centr., Serie IN-o8 165: 27–124.

- Cassola, F. (1983): Studi sui Cicindelidi 35. Una nova specie di *Euryarthron* Guer., con nota riassuntive sul genere (Coleoptera). — Boll. Soc. Entomol. Ital. 115: 79–85.
- Dreißig, H. (1980): Daily activity, thermoregulation and water loss in the tiger beetle *Cicindela hybrida*. — Oecologia 44: 376–389.
- Dreißig, H. (1981): The rate of predation and its temperature dependence in a tiger beetle, *Cicindela hybrida*. — Oikos 36: 196–202.
- Eusebi, M. P., L. Favilli & S. Lovari (1989): Some abiotic factors affecting the activity and habitat choice of the tiger beetle *Cephalota circumdata leonschaeferi* (Cassola) (Coleoptera, Cicindelidae). — Boll. Zool. 56: 143–150.
- Ganeshaiah, K. N. & V. V. Belavadi (1986): Habitat segregation in four species of adult tiger beetles (Coleoptera: Cicindelidae). — Ecol. Ent. 11: 147–157.
- Guppy, M., S. Guppy & J. Hebrad (1983): Behavior of the riverine beetle *Lophyridia dongalensis imperatrix*: effect of water availability on thermoregulatory strategy. — Entomol. Exp. Appl. 33: 276–282.
- Horn, W. (1921): Beitrag zur Faunistik und Lebensweise der Cicindelinae des tropischen Afrika. — Entomol. Bl. Biol. Syst. Käfer 17: 172–184.
- Hutchinson, G. E. (1959): Homage to Santa Rosalia or Why are there so many kinds of animals? — Am. Nat. 93: 145–159.
- Knisley, C. B. (1979): Distribution, abundance, and seasonality of tiger beetles (Cicindelidae in the Indiana Dunes region). — Proc. Indiana Acad. Sci. 88: 125–133.
- Knisley, C. B. (1984): Ecological distribution of tiger beetles (Coleoptera: Cicindelidae) in Colfax County, New Mexico. — Southwestern Nat. 29: 93–104.
- Knisley, C. B. (1987): Habitats, food resources, and natural enemies of a community of larval *Cicindela* in southeastern Arizona (Coleoptera: Cicindelidae). — Can. J. Zool. 65: 1191–1200.
- Knisley, C. B. & S. A. Juliano (1988): Survival, development, and size of larval tiger beetles: effects of food and water. — Ecology 69: 1983–1992.
- Knisley, C. B. & D. L. Pearson (1984): Biosystematics of larval tiger beetles of the Sulphur Springs Valley, Arizona. Description of species and a review of larval characters for *Cicindela* (Coleoptera: Cicindelidae). — Trans. Am. Ent. Soc. 110: 465–551.
- Knisley, C. B., D. L. Reeves & G. T. Stephens (1989): Behavior and development of the wasp *Pterobromus rufiventris hyalinatus* Krombein (Hymenoptera: Tiphidae), a parasite of larval tiger beetles (Coleoptera: Cicindelidae). — Proc. Entomol. Soc. Wash. 91: 179–184.
- Knisley, C. B., T. D. Schultz & T. H. Hasewinkel (1990): Seasonal activity and thermoregulatory behavior of *Cicindela patrulea* (Coleoptera: Cicindelidae). — Ann. Entomol. Soc. Am. 83: 911–915.
- Leclercq, C. (1972): Les Carabiques de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). — Bull. Inst. Fondam. Afr. Noire Ser. A Sci. Nat. 34: 378–455
- Livingstone, D. A. (1975): Late Quaternary climatic change in Africa. — Ann. Rev. Ecol. Syst. 6: 249–280.
- Macfie, J. W. S. (1922): A note on a beetle which preys on mosquito larvae. — B. Ent. Res. 13: 403.
- MacNally, R. C. (1988): On the statistical significance of the Hutchinsonian size-ratio parameter. — Ecology 69: 1974–1982.
- Morgan, K. R. (1985): Body temperature regulation and terrestrial activity in the ectothermic beetle *Cicindela tranquebarica*. — Physiol. Zool. 58: 29–37.
- Mury Meyer, E. J. (1987): Asymmetric resource use in two syntopic species of larval tiger beetles (Cicindelidae). — Oikos 50: 167–175.
- Niemelä, J. (1993): Interspecific competition in ground-beetle assemblages (Carabidae): What have we learnt? — Oikos 66: 325–335.
- Pearson, D. L. (1980): Patterns of limiting similarity in tropical forest tiger beetles (Coleoptera: Cicindelidae). — Biotropica 12: 195–204.
- Pearson, D. L. (1984): The function of multiple anti-predator mechanisms in adult tiger beetles (Coleoptera: Cicindelidae). — Ecol. Ent. 10: 65–72.
- Pearson, D. L. (1988): Biology of tiger beetles. — Annu. Rev. Entomol. 33: 123–147.

- Pearson, D. L. (1992): Tiger beetles as indicators for biodiversity patterns in Amazonia. — *Research & Exploration* 8: 116–117.
- Pearson, D. L. & J. J. Anderson (1985): Perching heights and nocturnal communal roosts of some tiger beetles (Coleoptera: Cicindelidae) in southeastern Peru. — *Biotropica* 18: 244–256.
- Pearson, D. L. & F. Cassola (1992): World-wide species richness patterns of tiger beetles (Coleoptera: Cicindelidae): Indicator taxon for biodiversity and conservation studies. — *Conserv. Biol.* 6: 376–381.
- Pearson, D. L. & K. Ghoparde (1989): Geographical distribution and ecological history of tiger beetles (Coleoptera: Cicindelidae) of the Indian subcontinent. — *J. Biogeogr.* 16: 333–344.
- Pearson, D. L. & S. A. Juliano (1991): Mandible length ratios as a mechanism for co-occurrence: Evidence from a world-wide comparison of tiger beetle assemblages (Cicindelidae). — *Oikos* 60: 223–233.
- Pearson, D. L. & S. A. Juliano (1993): Evidence for the influence of historical processes in co-occurrence and diversity of tiger beetle species. — In: Ricklefs, R. E. & D. Schluter, eds.: *Species Diversity in Ecological Communities. Historical and Geographical Perspectives*, pp. 194–202. University of Chicago Press, Chicago.
- Pearson, D. L. & C. B. Knisley (1985): Evidence for food as a limiting resource in the life cycle of tiger beetles (Coleoptera: Cicindelidae). — *Oikos* 45: 161–168.
- Pearson, D. L. & R. C. Lederhouse (1987): Thermal ecology and the structure of an assemblage of adult tiger beetle species (Cicindelidae). — *Oikos* 50: 247–255.
- Pearson, D. L. & E. J. Mury (1979): Character divergence and convergence among tiger beetles (Coleoptera: Cicindelidae). — *Ecology* 60: 557–566.
- Pearson, D. L. & S. L. Stemberger (1980): Competition, body size and the relative energy balance of adult tiger beetles (Coleoptera: Cicindelidae). — *Am. Midl. Nat.* 104: 373–377.
- Porembsky, S. (1991): Beiträge zur Pflanzenwelt des Comoé-Nationalparks (Elfenbeinküste). — *Natur u. Museum* 121: 61–83.
- Rensch, B. (1957): Aktivitätsphasen von *Cicindela*-Arten in klimatisch stark unterschiedlichen Gebieten. — *Zool. Anz.* 158: 33–38.
- Rumpp, N. L. (1977): Tiger beetles of the genus *Cicindela* in the Sulphur Springs Valley, Arizona, with description of three new subspecies (Cicindelidae-Coleoptera). — *Proc. Calif. Acad. Sci.* 41: 169–182.
- Schoener, T. W. (1965): The evolution of bill size differences among sympatric congeneric species of birds. — *Evolution* 19: 189–213.
- Schoener, T. W. (1982): The controversy over interspecific competition. — *Amer. Scientist* 70: 586–595.
- Schultz, T. D. (1986): Role of structural colours in predator avoidance by tiger beetles of the genus *Cicindela* (Coleoptera: Cicindelidae). — *Bull. Ent. Soc. Amer.* 32: 142–146.
- Schultz, T. D. (1989): Habitat preference and seasonal abundance of eight sympatric species of tiger beetle, genus *Cicindela* (Coleoptera: Cicindelidae), in Bastrop State Park, Texas. — *Southwestern Nat.* 34: 468–477.
- Schultz, T. D. & N. F. Hadley (1987): Microhabitat segregation and physiological differences in co-occurring tiger beetle species, *Cicindela oregona* and *Cicindela tranquebarica*. — *Oecologia* 73: 363–370.
- Schultz, T. D., M. C. Quinlan & N. F. Hadley (1992): Preferred body temperature, metabolic physiology, and water balance of adult *Cicindela longilabris*: a comparison of populations from boreal habitats and climatic refugia. — *Physiol. Zool.* 65: 226–242.
- Serrano, A. R. M. (1995): Nouvelle contribution à l'étude des coléoptères cicindelidés (Coleoptera: Cicindelidae) de Guinée-Bissau. — *Bolm. Soc. port. Ent.* 156: 69–92.
- Shelly, T. E. & D. L. Pearson (1978): Size and color discrimination of the robber fly *Efferia tricella* (Diptera: Asilidae) as a predator on tiger beetles (Coleoptera: Cicindelidae). — *Env. Entomol.* 7: 790–793.
- Simberloff, D. (1982): The status of competition theory in ecology. — *Ann. zool. Fennici* 19: 241–253.

- Simberloff, D. & W. Boecklen (1981): Santa Rosalia reconsidered: Size ratios and competition. — *Evolution* 35: 1206–1228.
- Werner, K. (1993a): Die Sandlaufkäfer Kenias (Coleoptera, Cicindelidae). — *Lambillionea* 93: 51–76.
- Werner, K. (1993b): Die Sandlaufkäfer Äthiopiens (Coleoptera, Cicindelidae). — *Mitt. Münch. Ent. Ges.* 83: 3–38.
- Werner, K. (1995): *Dromicoidea* Gen. n. from West Africa, with description of a new species (Coleoptera: Cicindelidae). — *Koleopterol. Rundsch.* 65: 19–22.
- Wiesner, J. (1992): Verzeichnis der Sandlaufkäfer der Welt. Checklist of the Tiger Beetles of the World. — E. Bauer, Keltern.
- Wilson, D. S. (1978): Prudent predation: a field study involving three species of tiger beetles. — *Oikos* 31: 128–136.
- Wilson, E. O. & D. J. Farish (1973): Predatory behavior in the ant-like wasp *Metochastygia* (Say) (Hymenoptera: Tiphiidae). — *Anim. Behav.* 21: 292–295.

J. Fahr, Biozentrum, Zoologie III, Am Hubland, D-97074 Würzburg, Germany.